DOI：10.11931/guihaia.gxzw201805017

# 水深梯度对钝脊眼子菜生长和繁殖的影响

赫丁轩[1,2]，李肖夏[1*]，郭友好[2]

（1. 中国林业科学研究院湿地研究所，湿地生态功能与恢复北京市重点实验室，北京 100091；

2. 武汉大学生命科学学院，武汉 430072)

**摘要：**水深是影响湿地植物生长和分布的一个重要限制性因子，该研究选取具有典型异型叶性的钝脊眼子菜（*Potamogeton octandrus* Poir.）作为研究对象，通过研究浅水处理（10 cm 和 30 cm）和深水处理（50 cm 和 70 cm）4 个水深梯度下幼苗生长、生物量及繁殖策略等，探讨钝脊眼子菜在不同水深条件下的适应机制和表型可塑性。结果表明，钝脊眼子菜植株到达水面后出现异型叶，相对生长率显著降低，且与水深梯度呈正相关。钝脊眼子菜的株高随着水深的增加呈现爆发式的增长，10 cm 水深的总茎长显著低于其他水深处理。水深对节间数也有显著性影响，其中 30 cm 组处理节间数最多；而深水处理组的节间长和生物量均显著高于浅水处理组。分蘖数在 4 组处理之间均表现出显著性差异，随着水深的增加呈现显著性递减。生物量和地上生物量分配则随着水深增加而明显增加。水深处理对有性生殖指标有显著性影响，水深的增加抑制其有性繁殖。其中 10 cm 条件下无花序形成，50 cm 水深下的花粉量、P/O 比和花序数显著高于其它处理组，且深水处理的结实数和结实率均显著高于 30 cm 组。综合研究表明，钝脊眼子菜可通过调整形态可塑性、生物量分配，并采取不同的繁殖策略，以达到对水深的最佳适应，其中最适水深生长范围为 50 cm 左右。

**关键词：**钝脊眼子菜，表型可塑性，水深，异型叶，繁殖策略，湿地生态

# Influence of water depth on the growth and reproduction of *Potamogeton octandrus* Poir.

HE Dingxuan[1, 2], LI Xiaoxia[1*], GUO Youhao[2]

（1. *Beijing Key laboratory of wetland services and restoration, Institute of Wetland Research, Chinese Academy of Forestry*, Beijing 100091, China; 2. *College of Life Science, Wuhan University*, Wuhan 430072, China）

**Abstract:** Water depth is an important limiting factor affecting the growth and distribution of wetland plants. In this study, *Potamogeton octandrus* Poir. with typical heterophylly was selected as the research object. To investigate the adaptive mechanism and phenotypic plasticity of *P. octandrus* under different water depth conditions, the seedling growth, biomass, and reproduction strategies under the four water depth gradients of shallow water treatments (10 cm and 30 cm) and deep water treatments (50 cm and 70 cm) were studied. The results showed that heterophyllous leaves appeared after the plants transferred from underwater to aerial condition, and the relative growth rate decreased significantly, which was also positively correlated with the water depth gradient. The shoot height showed an explosive growth with the increase of water depth, and the stem length in 10 cm water depth was significantly lower than those in other water depth treatments. The water depth also had a significant effect on the number of internodes, among which the number of internodes was the most in the 30 cm treatment, while the internode length and biomass in the deep water treatments were significantly higher than those

---

**基金项目：**中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金（CAFINT2014C14）；国家自然科学基金项目（31400166）；高等学校博士学科点专项科研基金（20110141110019）[Supported by the Fundamental Research Funds for the Central Non-profit Research Institution of CAF (CAFINT2014C14); the National Natural Science Foundation of China (31400166); Specialized Research Fund for the Doctoral Program of Higher Education (20110141110019)]。

**作者简介：**赫丁轩（1992-），女，河南信阳，博士，从事植物进化生态学研究，（Email）hdxmusic@whu.edu.cn。

***通讯作者：**李肖夏，博士，助理研究员，从事植物生态学研究，（Email）kindxiaoxia@163.com。

in the shallow water treatments. The number of branch showed significant differences among the four treatments, and showed a significant decrease with the increase of water depth. While the biomass and aboveground biomass allocation increased significantly with the increase of water depth. Water depth treatment had a significant effect on sexual reproduction indexes, and the increase of water depth inhibited the sexual reproduction. No inflorescence was formed under 10 cm treatment. The pollen production, P/O ratio and the number of inflorescence in 50 cm water depth were significantly higher than those in other treatments, moreover, the seed number and seed set of the deep water treatments were significantly higher than those of the 30 cm group. Comprehensive studies show that *P. octandrus* can be adapted to the water depth by adjusting the morphological plasticity and biomass allocation and adopting different reproduction strategies, and the optimum water depth range is about 50 cm.

**Key words:** *Potamogeton octandrus*, phenotypic plasticity, water depth, heterophylly, reproduction strategy, wetland ecology



同一基因型在不同环境下而产生不同表型的现象即表型可塑性，是生物有机体对环境变化的一种适应（Bradshaw，1965）。水深是影响水生植物生长和分布的一个重要环境因子，水深通过调节光照、基质、水体透明度等因素影响水生植物的生长，以无性繁殖为主的水生植物通过形态、生物量分配和繁殖的改变来适应水深的变化从而减轻这种胁迫作用所带来的危害（Clevering & Hundscheid，1998；罗文泊等，2007）。植株大小、叶柄伸长、茎长、分蘖数和异型叶的分化等结构特征都具有形态可塑性。例如菹草茎随水深的增加而延长，使光合作用器官升高到水面上并形成通气组织以减少对氧气的限制（何伟等，2009；陈正勇等，2011）。繁殖的变化主要包括改变花期、花序长度及繁殖器官的数量和质量。菰的基部根状茎分蘖数随水深加深而显著减少，完全淹没处理提前了其开花日期，并增加花序数（Wang et al，2014）。辣蓼在水淹时选择减少根茎芽数和繁殖克隆生物量，在干旱水深时选择增加克隆繁殖的投入策略以适应干旱胁迫（李亚芳，2015）。随着水深的增加，湿地植物会分配更多的生物量到地上部分，以利于植物的快速伸长生长和有性繁殖。不同植物对水深变化的响应机制是植物提高自身对环境适应能力的表现，有利于植物克服异质性环境而最大限度的进行生长和繁殖以保持种群的稳定性和持续性（Philbrick & Les，1996；陈静蕊等，2011）。

沉水植物是一类与水环境关系密切的生态类群，其独特的进化历史、生活史特征以及水环境关系成为研究的热点问题（刘洋等，2017）。在一些沉水植物中存在异型叶这种独特的表型可塑性，尤其是处于不同水深会分化为不同的叶型（Minorsky，2003）。尽管目前对水深梯度条件下的水生植物的形态适应研究较多，但是关于具有典型异型叶沉水植物的研究相对较少。因此，本研究选取具有典型异型叶现象的钝脊眼子菜（*Potamogeton octandrus* Poir.）作为研究对象。眼子菜科眼子菜属的钝脊眼子菜是一种一年生沉水植物，生于池塘、缓流河沟中，具有适应性强的特点，在个体发育过程中叶片类型的发育因营养期和生殖期而不同。调查研究 4 个水深梯度对钝脊眼子菜的幼苗生长、生物量及植物繁殖等方面的作用，通过测定不同生长和繁殖的变化特点以探讨钝脊眼子菜处于不同水深条件下的适应机制和表型可塑性。

# 1 材料与方法

## 1.1 材料与实验设计

试验地选在云南省大理市新华村黑龙潭附近的田地进行（26°37′0″N，100°10′37″E），海拔 2 100 m。试验地属亚热带高原气候，年平均气温为 13.5 °C，全年日照时间 2 300.2 h，多年平均降水量 966.4 mm，且多集中在 6-8 月，占全年降水量的 80%以上。

研究材料均为生长旺盛的钝脊眼子菜幼年植株，分成无性系单株种植。植株初始地上部

分高度为（9.93±1.17） cm，初始根长（6.46±1.16） cm。分蘖种植植株于高 93.5 mm，直径 75 mm 的塑料盆中。根据花盆上端开口距离水面的距离，设计了浅水处理（10 cm、30 cm）和深水处理（50 cm、70 cm）观察植株最适水深范围。2015 年 5 月 9 日，将筛选的幼苗植株种入塑料盆中，每盆种 1 株，共 120 盆。随后，用石子将植株固定于实验容器中，将实验容器随机分成 4 组，每组 30 盆，放置于 4 个大塑料桶（高 90 cm，直径 50 cm）中，每个大塑料桶为一个区组。将植株定植后在 10 cm 水深的塑料桶中预培养 5 d，待植株适应并恢复状态后，将其中一个大塑料桶中水深始终保持在 10 cm，其余 3 个大塑料桶内的水深分别调至 30 cm，50 cm 和 70 cm。实验期间，根据桶中水深变化人为添加水，使其与实验设计的水深误差小于 2 cm。实验持续时间为两个月（2015 年 5 月 13 日-7 月 17 日），在 6 月 11 日换一次水，防止浮游植物和附着藻类过度生长对实验的干扰。

### 1.2 实验方法

2015 年 5 月 13 日开始，每隔 3 d 于不同水深的花盆中取样测定株高，监测钝脊眼子菜不同水深处理梯度下的株高生长变化，以及异型叶的生长变化情况，共取样 20 次。并于实验第 70 d，采集不同水深条件下完整的 30 个植株，用清水将黏在根上的泥土冲洗干净，带回实验室，分别编号。先摘除所有植株花序，统计花序数和坐果花序结实数后，将花序与其余地上部分（茎、叶）在 65 ℃烘箱中 48 h 烘干后的总重作为地上生物量，并测定地下部分（根、地下茎）、单株生物量、总茎长（主茎本身长度和所有侧枝的长度之和）、总节数（主茎本身节数和所有侧枝的节数之和）、地下茎上的分蘖数，可以进一步计算每个处理的平均节间长和平均节间生物量。

在盛花期，从不同的植株随机收集未开放的新鲜花序，每个处理的 30 个植株各取 1 个花序，分别独立存放于 EP 管并用 70%酒精溶液固定。在实验室内，每个花序随机取 1 朵花，将每朵花的柱头和花药用解剖针破碎后置于 2 ml EP 管，加蒸馏水至 2 mL，并用胶头滴管吹打成均匀的浑浊液。用移液枪取 50 μL 花粉溶液置于载玻片上，在光学显微镜下数出液滴中全部的花粉数量，每朵花取 3 个样本计数，根据稀释倍数计算出每朵花的花粉产量。钝脊眼子菜为单胚珠心皮离生，其胚珠数即每朵花中的雌蕊数，单花花粉量除以单花胚珠数计算出每朵花的花粉-胚珠比（P/O）。

针对每个处理 30 个植株，摘取所有已坐果的自然花序，记录整个花序的全部花朵的结实数，花序总结实数除以该花序总心皮数记为该花序的结实率。

### 1.3 数据处理

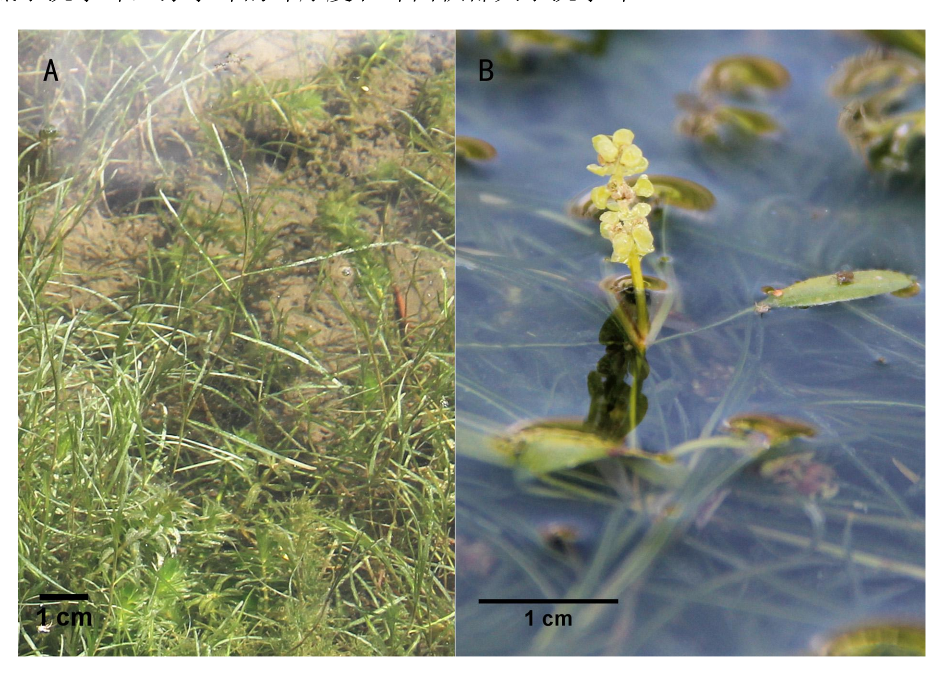
所有分析均使用统计学软件 SPSS20.0，对单株钝脊眼子菜的株高、总茎长、平均节间长等测量指标进行单因素方差（One-way ANOVA）分析，以各项指标作为因变量，不同处理间的比较则以分组作为固定因子。平均节间生物量对数转换后符合方差齐性，采用单因素方差分析；单株生物量指标经过对数转换之后依然不符合方差齐性，因此采用非参数检验（Kruskal Wallis Test）。如果 ANOVA 差异显著，则使用 Tukey 多重比较法进行组间比较；如果是非参数检验的结果有显著性差异，则使用 Mann-Whitney 检验对处理之间进一步分析。对于分蘖数进行对数转换，节间数、花序数、花粉数和结实数等记数指标采用广义线性模型 General linear model（GLM）进行分析，检验各组水深处理差异显著性。所有检验显著性水平为 $P<0.05$。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同水深条件下钝脊眼子菜的生长变化情况

通过对不同水深处理下钝脊眼子菜的生长状况进行监测，发现不同水深处理对钝脊眼子菜的生长具有明显的影响。由图 1 可看出，钝脊眼子菜生长分可为两个阶段：第 1 阶段内（实

验第 4-44 d）和第 2 阶段（实验第 44-70 d）。在第 2 阶段，4 种不同水深处钝脊眼子菜株高均表现为快速生长，植株处于营养时期且位于水下多产生线形或披针形的沉水叶，无柄，叶长（36.42 ± 1.46） mm，宽（0.87 ± 0.04）mm，叶片厚度（0.09 ± 0.02） mm，全缘，先端渐尖（图 1：A）。在第 2 阶段，4 种不同水深处钝脊眼子菜的株高均已超过水深处理的高度，之后生长速率明显下降，此时植株向生殖期转变，植株的茎延伸至水面，其顶端分生组织形成椭圆形或矩圆形的浮水叶，叶片革质，长（11.37 ± 0.40） mm，宽（8.15 ± 0.30） mm，叶片厚度（0.26 ± 0.02） mm，叶柄长（14.75 ± 0.75）mm（图 1：B）。由此可以看出，从营养期向生殖期过渡时，钝脊眼子菜异型叶的形态变化非常明显，浮水叶的长宽比（*L/W*）比显著低于沉水叶，浮水叶的叶厚度和叶面积都大于沉水叶。




注：**A.**植株沉水状态下形成沉水叶；**B.**苗端由水下生长至水面，植株分化出沉水叶和浮水叶。标尺=1 cm.

Note: **A.** Plant bearing submerged leaves under submerged conditions; **B.** Plant bearing both submerged and floating leaves under the condition of transferring from underwater to aerial condition. Bar=1 cm.

图 1 钝脊眼子菜形态特征

Fig. 1 Morphological features of *P. Octandrus*

由图 2 可以看出，钝脊眼子菜在阶段 1 的相对生长速率明显高于阶段 2。其中，在 70 cm 水深处理下钝脊眼子菜平均株高增加最明显，实验第 4 d 钝脊眼子菜平均株高为(11.17±0.27) cm，第 44 d 平均株高为（80.7±1.04）cm，第 70 d 平均株高为（91.19±1.79） cm，因此，第 1 阶段钝脊眼子菜相对生长率平均为 1.74 $cm \cdot d^{-1}$，第 2 阶段平均速率为 0.4 $cm \cdot d^{-1}$。在 10 cm 水深处理下钝脊眼子菜平均株高生长变化最小，两个阶段的平均相对生长率分别为 0.75 $cm \cdot d^{-1}$ 和 0.07 $cm \cdot d^{-1}$。30 cm 和 50 cm 水深处理组的平均株高生长变化介于 70 cm 和 10 cm 之间，第 1 阶段钝脊眼子菜平均相对生长率分别为 1.34 $cm \cdot d^{-1}$ 和 1.48 $cm \cdot d^{-1}$，第 2 阶段钝脊眼子菜的平均相对生长率分别为 0.08 $cm \cdot d^{-1}$ 和 0.31 $cm \cdot d^{-1}$。

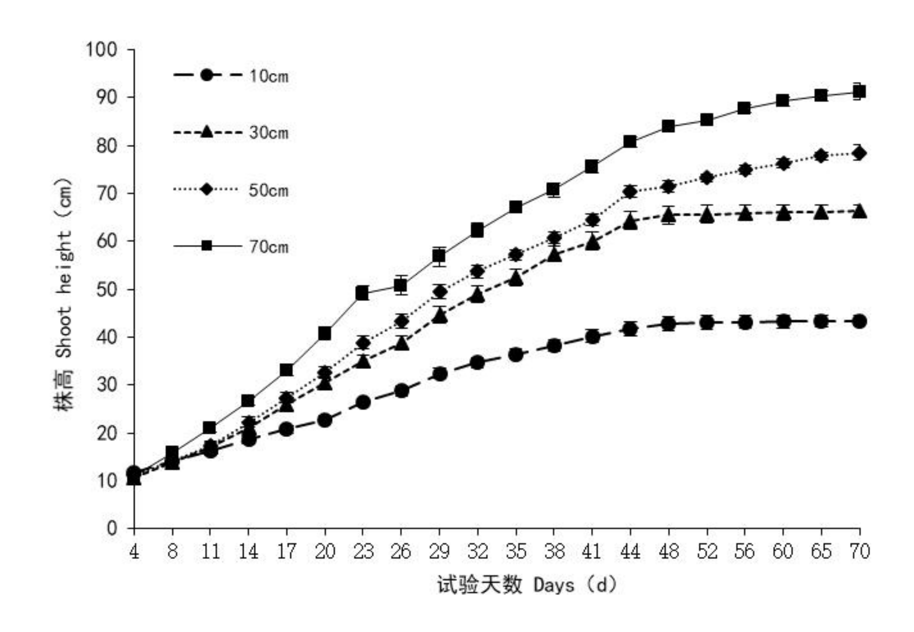



图 2 水深梯度对钝脊眼子菜株高增长的影响

Fig. 2 Effects of water depth gradient on shoot height of *P. octandrus* individual (mean ±SE)

## 2.2 水深对形态生长指标的影响

表 1 显示了 6 个形态生长指标在不同水深处理间的比较结果。钝脊眼子菜的株高在 4 个不同处理间均表现出显著差异性（$F_{3,116}$=215.898，$P$<0.001），并呈现爆发式的增长。水深处理为 10 cm 的平均总茎长为 271.36±22.43 cm，显著低于其它 3 组处理（$F_{3,116}$=10.394，$P$<0.001），且其它 3 组处理间均无显著差异性。水深对单株钝脊眼子菜的节间数也有显著性影响（Wald $\chi^2$=23.808，$P$<0.001），30 cm 组处理节间数最多，为 157.8±8.69 节，其它 3 组处理间并无显著差异。4 组不同水深处理的分蘖数均存在显著差异性（Wald $\chi^2$=51.549，$P$<0.001），随着水深增加分蘖数表现出递减趋势。节间长和节间生物量在不同水深处理之间均表现出显著性差异（节间长：$F_{3,116}$=37.611，$P$<0.001；节间生物量：$F_{3,116}$=18.366，$P$<0.001），深水处理组的节间长和生物量均无显著性差异，且均显著高于浅水处理组。

表 1 不同水深处理下单株钝脊眼子菜的形态生长指标比较

Table 1 Comparison of morphological growth indexes of *P. Octandrus* individual in different water depths gradient (mean±SE)

| 水深 Water depth | 株高(cm) Shoot height (cm) | 总茎长(cm) Stem length (cm) | 节间数 Node No. | 分蘖数 Branch No. | 节间长(cm) Length per internode (cm) | 节间生物量($g\times10^{-3}$) Biomass per internode ($g\times10^{-3}$) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 10 cm | 43.42±1.08a | 271.36±22.43a | 121.93±4.60a | 12.57±1.09d | 2.28±0.09a | 3.84±0.43a |
| 30 cm | 66.35±1.27b | 422.55±26.00b | 157.80±8.69b | 12.87±0.77c | 2.93±0.15b | 5.66±0.44b |
| 50 cm | 78.49±1.68c | 432.76±33.73b | 119.47±5.86a | 10.97±0.72b | 3.85±0.17c | 7.99±1.12bc |
| 70 cm | 91.19±1.97d | 488.69±31.81b | 124.23±5.16a | 10.83±0.68a | 4.18±0.17c | 9.40±0.59c |

注：同列不同字母表示显著差异（$P$<0.05）。

Note：Different letters indicate significant difference between treatments ($P$<0.05).

## 2.3 水深对生物量及分配的影响

从不同水深梯度下生物量的变化可以看出（见表 2），单株钝脊眼子菜的生物量随水深的升高而显著增长（Kruskal Wallis $\chi^2$=42.948，$P$<0.001）。其中在水深 70 cm 处，单株生物量为(1.11±0.05）g，显著高于其它水深处理；而在 10 cm 深度条件下的生物量为(0.45±0.05）g，显著低于其它处理。

水深处理显著影响钝脊眼子菜的地上生物量（茎、叶及花果序）（Kruskal Wallis $\chi^2$=100.071，$P$<0.001）和地下生物量（根、地下茎）（Kruskal Wallis $\chi^2$=100.071，$P$<0.001）（见表 2）。随着水深梯度的增加，钝脊眼子菜地上部分的生物量分配比例由 90.11%增加到 93.58%，分配到地下部分的生物量比例由 9.89%减少到 6.41%。

表 2 水深梯度对钝脊眼子菜生物量分配的影响

Table 2 Effect of water depth gradient on biomass allocation of *P. Octandrus* (mean ±SE)

| 水深<br>Water depth | 单株生物量(g)<br>Biomass(g) | 地上生物量(%)<br>Above ground (%) | 地下生物量(%)<br>Below ground (%) |
|---|---|---|---|
| 10 cm | 0.45±0.05a | 90.11±0.14a | 9.89±0.14c |
| 30 cm | 0.85±0.06b | 91.34±0.09b | 8.66±0.09b |
| 50 cm | 0.88±0.10b | 93.24±0.09c | 6.75±0.09a |
| 70 cm | 1.11±0.05c | 93.58±0.07c | 6.41±0.07a |

注：同列不同字母表示显著差异（$P$<0.05）。

Note：Different letters indicate significant difference between treatments ($P$<0.05).

### 2.4 水深对有性生殖指标的影响

在实验第 70 d，水深处理 10 cm 组植株仍未有花序形成，因此，在统计花粉数和结实数时排除了这个处理。单花花粉量在组间显示出显著差异性（Wald $\chi^2$=8.934，$P$=0.011，见表 3），其中水深处理 50 cm 组最多，为 37 384.67 ± 2 631.93，显著高于另两个处理组。P/O 比在不同处理间有极显著差异（$F_{2,57}$=9.188，$P$<0.001），最高的水深处理是 50 cm 组，为 9 346.17±658.03；其次为 30 cm 和 70 cm 组，且两组间无显著差异。

不同水深条件下，钝脊眼子菜的总花序数有显著差异（Wald $\chi^2$=143，$P$<0.001，见表 3），50 cm 处理条件下的总花序数为 3.9 ± 0.12，显著高于另两个处理组。此外，不同水深处理对花序的结实数和结实率均有显著性影响（结实数：Wald $\chi^2$=32.362，$P$<0.001；结实率：Kruskal Wallis $\chi^2$=19.975，$P$<0.001），深水处理组的结实数和结实率均显著高于 30 cm 组，且这两组间无显著性差异。

表 3 不同水深处理下钝脊眼子菜的有性生殖指标

Table 3 Comparison of pollen production, pollen-ovule ratio and seed set in different water depths (mean ±SE)

| 水深<br>Water depth<br>(cm) | 花粉数量<br>Pollen production | P/O 比<br>P/O ratio | 花序数<br>Inflorescence No. | 结实数<br>Seed production | 结实率（%）<br>Seed setting rate<br>（%） |
|---|---|---|---|---|---|
| 30 | 29506.67±1793.53b | 7376.67±448.38a | 3.16±0.07ab | 4.53±0.88a | 24.78±3.70a |
| 50 | 37384.67±2631.93c | 9346.17±658.03b | 3.90±0.12b | 9.97±0.75b | 53.35±4.79b |
| 70 | 24151.00±2079.62a | 6037.75±519.91a | 2.40±0.14a | 9.07±0.62b | 50.48±4.86b |

注：同列不同字母表示显著差异（$P$<0.05）。

Note：Different letters indicate significant difference between treatments ($P$<0.05).

## 3 讨论

### 3.1 水深对钝脊眼子菜生长的影响

水深是影响湿地植物生长和分布的一个重要限制性因子，以无性繁殖为主的水生植物通过生物量分配和形态可塑性，以适应水深的变化从而减轻这种胁迫作用所带来的危害（Clevering & Hundscheid，1998；吴海英等，2017）。研究发现，钝脊眼子菜在不同环境中通过快速的调整形态可塑性、生物量分配和采取不同的繁殖策略，以达到对局部环境的最佳适应。综合水深梯度对植株生长、生物量和繁殖的影响特点，钝脊眼子菜的最适水深生长范围为 50 cm 左右，水深的增加则抑制其有性繁殖。

不同水深条件下，虽然第 1 阶段内植株的相对生长率明显高于第 2 阶段，植株到达水面后相对生长率显著降低，说明植物形态可塑性的调整需要一定的时间（Edwards et al，2003），并以此适应环境来获取光资源。且两个阶段内植株生长速率均与水深处理呈正相关，并在 70 cm 水深处理下达到最大。第 1 阶段达到 1.74 $cm·d^{-1}$，第 2 阶段只有 0.4 $cm·d^{-1}$，但是 4 组水深处理都是在 44 d 从第 1 阶段进入第 2 阶段，因此植株响应水深胁迫并能够适应环境的速度是一样的，即水深胁迫越强，响应的速度越快。第 1 阶段钝脊眼子菜位于水下只有沉水叶，第 2 阶段时植株由水下生长至水面，并在茎端生成浮水叶，这种同一植株长出不同叶型，即异型叶性也被认为是植物适应不同水环境的一种表型可塑（Wells & Pigliucci，2000）。有研究发现在眼子菜属的异型叶中，浮水叶比沉水叶单位面积具有更多的叶绿素（Chritensen & Jensen，1995），空气中浮水叶的光合作用效率是沉水叶的 10 倍，而在水下，沉水叶的光合作用效率提高两倍，浮水叶的光合作用降低四倍。所以不同的叶型在各自的生境中表现出最大的光合效率，且比相对的叶型更好的适应所在的生境。

随着水深的增加，钝脊眼子菜的株高和总茎长相应增加。在不同梯度下，钝脊眼子菜的株高都比其生长区水深较高，一般高出 20-40 cm，新叶片的持续补充和主茎的伸长增加了光合组织的比例，促进了对光辐射的吸收，同时使茎伸长至水面附近确保浮水叶能将花序托出水面，以保证有性生殖的成功。在浅水情况下，钝脊眼子菜的分蘖数多而茎长较短，随着水深的增加，植株改变了形态结构，分蘖数减少而茎的长度增加。这种植物茎的快速生长反应可能是由细胞的分化和细胞的伸长生长引起的（Grace，1989；Kende et al，1998；Vretare & Weisner，2000）。取样时发现在不同水深条件下，钝脊眼子菜的节间数和平均节间长也有差异，30 cm 组节间数最多，深水组节间数相对较少，且随着水深的增加，茎中部的节间长度增加。由此可见在深水弱光情况下，钝脊眼子菜是通过增加节间长度而不是增加节间数以适应深水环境的。许多水生植物都具有通过增加节间长度来适应淹水反应的共同特征（Voesenek & Blom，1989），植物组织中乙烯浓度的积累促进了细胞的伸长和细胞分裂（Slater，1999）。上述结果可以看出，钝脊眼子菜对水深梯度的适应性很强，具有明显的形态可塑性，已获得生长所需的氧气和光能。

3.2 水深梯度对植物生物量和繁殖的影响

水深的变化会影响水生植物的生物量累积（Mony et al，2010），而生物量的分配作为植物形成生态策略的关键，反映出植物生长过程中资源分配的特点（Hills et al，1994）。结果表明，随着水深梯度的增加植物单株总生物量、地上生物量和地上分配比明显上升，钝脊眼子菜在深水深下将光合碳物质的累计更多的投入到植物的茎和叶。

钝脊眼子菜的地下生物量和地下分配比随着水深梯度的增加而表现出下降趋势，说明浅水处理下植株对根系的资源分配较高，这是由于浅水处理时光照充足，钝脊眼子菜通过增加地下部分根系的大量生长，以获取更多的营养。深水处理时，钝脊眼子菜为获得更多的光照，植株增加更多的能量分配到地上部分的生长，同时增加与空气的接触面积，并相应减少地下部分根的扩展以减少呼吸消耗（闫道良等，2013）。10 cm 组分蘖数显著高于其它组而花果期延迟，这直接影响到植株的有性繁殖能力。在适宜的环境下，植物生活时间较长，形成大量的无性克隆体进行营养生长并推迟开花，这种生殖时间和分配的可塑性保障了物种的种群扩张，最大限度提高其适应性（Galloway，1995）。而当环境中养分或水分匮乏时，植物寿命短且早开花有利于繁殖的效率（Sultan，2000）。这说明在资源有限的环境下，植物向无性繁殖投入过多，会降低分配到有性繁殖的投入，反之亦然。

钝脊眼子菜通过地上与地下部分生物量、无性繁殖与有性繁殖等各个组织间的分配表现出明显的权衡关系（Trade-off）。植物对于某一性状或行为投资分配的多，必然会减少其对于其它性状的投入，由于资源限制而导致的权衡关系被看作是生活史性状进化的普遍规律（Strand & Seb，2001；Drunen & Dorken，2012）。这种不同水深条件下植物资源分配样式的差异，可看作是有机体通过表型对环境可塑性的综合反应，以实现在其生境内必须资源的获取(Hutchings & Kroon，1994)。在王海洋等（1999）研究水深梯度影响湿地植物生长繁殖和生物量分配的研究中发现，不同植物间生物量分配样式和生长繁殖受水深影响的程度也有所不同，这种反应的差别不仅与水因子等生境有关，也与植物的生态策略有一定关系。遗传因子在植物繁殖策略的进化中也起到作用，因此表型受基因型、环境因素和发育过程共同作用的影响，值得从核酸和蛋白质水平对不同居群不同生境下植物的遗传分化程度进行研究。

**参考文献：**

BRADSHAW AD, 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants [M]. Advances in genetics. Salt Lake: Academic Press: 13(1): 115-155.

CHEN JR, WANG QL, LI M, et al, 2011. Morphological responses of *Carex argyi* to water fluctuation in Swan Islet wetland [J]. Plant Sci J, 29(4): 474-479. [陈静蕊，王秋林，黎明，等, 2011. 红穗苔草对天鹅洲湿地淹水时间变化的形态学响应 [J]. 植物科学学报, 29(4): 474-479.]

CHEN ZY, WANG GX, WU XD, et al, 2011. Ecological adaptability of *Potamogeton crispus* under different water depths [J]. J Lake Sci, 23(06): 942-948. [陈正勇，王国祥，吴晓东，等, 2011. 不同水深条件下菹草(*Potamogeton crispus*) 的适应对策 [J]. 湖泊科学, 23(06): 942-948.]

CHRITENSEN HF, JENSEN KS, 1995. Comparative kinetics of photosynthesis in floating and submerged *Potamogeton* leaves [J]. Aquat Bot, 51(1): 121-134.

CLEVERING OA, HUNDSCHEID M, 1998. Plastic and non-plastic variation in growth of newly established clones of *Scirpus maritimus* L. (Bolboschoenus) grown at different water depths [J]. Aquat Bot, 62(1): 1-17.

EEWARDS AL, LEE DW, RICHARDS JH, 2003. Responses to a fluctuating environment: effects of water depth on growth and biomass allocation in *Eleocharis cellulosa* Torr. (Cyperaceae) [J]. Can J Bot, 81(9): 964-975.

GALLOWAY LF, 1995. Response to natural environmental heterogeneity: Maternal effects and selection on life-history characters and plasticities in *Mimulus guttatus* [J]. Evolution, 49(6): 1095-1107.

GRACE JB, 1989. Effects of water depth on *Typha latifolia* and *Typha domingensis* [J]. Am J Bot, 76(5): 762-768.

HE W, WANG GX, YANG WB, et al, 2009. Growth response of *Potamogeton crispus* to water depth gradient [J]. Chin J Ecol, 28(7): 1224-1228. [何伟，王国祥，杨文斌，等, 2009.水深梯度对菹草生长的影响 [J]. 生态学杂志, 28(7): 1224-1228.]

HILLS JM, MURPHY KJ, Pulford ID, et al, 1994. A method for classifying European riverine wetland ecosystems using functional vegetation groups [J]. Funct Ecol, 8(2): 242-252.

HUTCHINGS MJ, KROON HD, 1994. Forging in plants - the role of morphological plasticity in resource acquisition [J]. Advan Ecol Res, 25(1994): 159-238.

KENDE H, VAN K E, CHO HT, 1998. Deepwater Rice: A Model Plant to Study Stem Elongation [J]. Plant Physiol, 118(4): 1105-1110.

LI YF, 2015. Effects of water levels on the growth and reproductive characteristics of dominant plants in the Dongting lake wetlands [D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology. [李亚芳, 2015. 洞庭湖湿地克隆植物繁殖分配对水位的响应 [D]. 长沙：中南林业科技大学]

LIU Y, FU WL, CAO Y, et al, 2017. Study on the functional traits of submerged macrophytes [J]. Plant Sci J, 35(3): 444-451. [刘洋，付文龙，操瑜，等, 2017. 沉水植物功能性状研究的思考 [J]. 植物科学学报, 35(3): 444-451.]

LUO WB, XIE YH, SONG FB, 2007. Survival strategies of wetland plants in flooding environments [J]. Chin J Ecol, 26(9): 1478-1485. [罗文泊，谢永宏，宋凤斌, 2007. 洪水条件下湿地植物的生存策略 [J]. 生态学杂志, 26(9): 1478-1485.]

MINORSKY PV, 2003. Heterophylly in aquatic plants [J]. Plant Physiol, 133: 1671-1672.

MONY C, MERCIER E, BONIS A, et al, 2010. Reproductive strategies may explain plant tolerance to inundation: a mesocosm experiment using six marsh species [J]. Aquat Bot, 92(2): 99-104.

PHILBRICK CT, Les DH, 1996. Evolution of aquatic angiosperm reproductive systems [J]. Bioscience, 46(11): 813-826.

SLATER J, 1999. Growth and resource allocation in response to flooding in the emergent sedge *Bolboschoenus medianus* [J]. Aquat Bot, 63(2): 145-160.

STRAND JA, SEB W, 2001. Morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic

plant (*Myriophyllum spicatum*) [J]. J Ecol, 89(2): 166-175.

SULTAN SE, 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history [J]. Trends Plant Sci, 5(12): 537-542.

VAN DRUNEN WE, DORKEN ME, 2012. Trade-offs between clonal and sexual reproduction in *Sagittaria latifolia* (Alismataceae) scale up to affect the fitness of entire clones [J]. New Phytol, 196(2): 606-616.

VOESENEK LACJ, BLOM CWPM, 1989. Growth responses of *Rumex* species in relation to submergence and ethylene [J]. Plant Cell Environ, 12(4): 433-439.

VRETARE V, WEISNER SEB, 2000. Influence of pressurized ventilation on performance of an emergent macrophyte (*Phragmites australis*) [J]. J Ecol, 88(6): 978–987.

WANGHY, CHEN JK, ZHOU J, 1999. Influence of water level gradient on plant growth, reproduction and biomass allocation of wetland plant species [J]. Acta phytoecol Sin, 23(3): 78-83. [王海洋，陈家宽，周进，1999. 水位梯度对湿地植物生长繁殖和生物量分配的影响 [J]. 植物生态学报. 23(3): 78-83.]

WANG QL, CHEN JR, LIU F, et al, 2014. Morphological changes and resource allocation of *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf in response to different submergence depth and duration [J]. Flora, 209 (5-6): 279-284.

WELLS CL, PIGLIUCCI M, 2000. Adaptive phenotypic plasticity: the case of heterophylly in aquatic plants [J]. Perspect Plant Ecol Evol Syst, 3(1): 1-18.

WU HY, CAO Y, GUO ZC, et al, 2017. Effects of waterlogging stress on growth and physiological characteristics of *Phalaris arundinacea* seedlings [J]. Guihaia, 37(9): 1161-1167. [吴海英，曹昀，国志昌，等, 2017. 淹水胁迫对虉草幼苗生长和生理的影响[J]. 广西植物, 37(9): 1161-1167.]

YAN DL, JIN SH, XIA GH, et al, 2013. Response of clonal growth and biomass allocation of 3 aquatic plant species to different inundation levels [J]. J SW For Coll, 33(2): 10-14. [闫道良，金水虎，夏国华，等, 2013. 3 种湿地植物克隆生长及其生物量对不同水淹的响应 [J]. 西南林业大学学报, 33(2): 10-14.]